Rev. Écol. Biol. Sol, 1975, **12** (1): 157-167.

Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau

III. — Influence du peuplement graminéen sur les caractères et l'activité biologique du mull acide

PAR

G. LEMÉE

Laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay

INTRODUCTION

La réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau présente une séquence de groupements végétaux et de sols qui ont été décrits et cartographiés (G. LEMÉE, 1966 ; J. BOUCHON et coll., 1973). L'un de ces groupements constitue une association de l'Eu-Fagion, physionomiquement distincte des autres groupements par le grand développement, sous les peuplements âgés de hêtres, d'une strate herbacée à Graminées, où le *Brachypodium silvaticum* couvre 30 % de la surface. Deux autres Graminées contribuent au peuplement herbacé de la futaie de hêtre, mais en proportion moindre : ce sont *Melica uniflora* et *Festuca heterophylla*, dont les colonies couvrent respectivement 22 % et 16 % de la surface. Quelques surfaces, de faible étendue, restent cependant entièrement dépourvues de végétation herbacée.

Ce groupement de l'Eu-Fagion est associé aux sols lessivés et bruns lessivés sans traces de podzolisation à leur surface. L'humus, épais de 6 à 8 cm, est un mull-moder acide, mais biologiquement actif, dont la trame minérale est du sable de Fontainebleau déposé par transport éolien sur le calcaire de Beauce. Cet humus constitue l'horizon A_1 du profil, recouvert par la litière du hêtre et des herbes, sans formation à sa surface de couche H d'humus brut. La diversité dans l'âge du peuplement ligneux et dans la composition de la strate herbacée est à l'origine de différences dans les caractères physiques, chimiques et biologiques de cet humus. Dans la futaie âgée, où les peuplements de *Brachypodium silvaticum* ont pris de l'extension, des observations

préliminaires nous avaient permis de constater de telles différences entre les surfaces où s'est établie cette espèce et les surfaces dépourvues de végétation herbacée, ce qui nous a amené à en entreprendre une étude analytique en raison de leur importance dans les caractères quantitatifs des cycles de la matière organique et des éléments minéraux de l'écosystème ainsi que de leur rôle dans la stabilité de la biocœnose.

Ce travail a été entrepris dans le cadre de recherches interdisciplinaires sur le fonctionnement et la dynamique d'écosystèmes forestiers en forêt de Fontainebleau, qui font l'objet d'une « recherche coopérative sur programme » du CNRS et sont inscrites au Programme biologique international.

RÉSULTATS

Pour conduire cette étude, nous avons délimité six paires de placettes adjacentes, l'une sans végétation herbacée, l'autre couverte par un peuplement pur de brachypode. Ces placettes ont été réparties dans les différents points de la Tillaie où la futaie de l'Eu-Fagion repose sur le sol lessivé. Ce dispositif nous a permis d'établir des séries appariées de mesures avec traitement statistique selon la méthode des couples.

Les observations ont été faites pour la plupart aux différentes saisons afin de prendre en compte la variation climatique annuelle et le cycle phénologique du *Brachypodium silvaticum*. Cette espèce développe ses premières feuilles fin avril-début mai et commence son épiaison fin juin ; la maturation des semences, assez tardive, a lieu en septembre ; le jaunissement est très progressif et la plante conserve des feuilles vertes une partie de l'hiver. Elle se caractérise par un cycle d'activité prolongé avec une biomasse maximale atteinte en été.

Le tableau I ci-dessous donne un certain nombre de valeurs moyennes comparées de caractères physiques et chimiques du mull dans les deux conditions étudiées.

TABLEAU I

Caractères physiques et chimiques comparés du mull acide de la réserve biologique de la Tillaie sans strate herbacée et sous peuplement de Brachypodium silvaticum

	Sans herbes	Sous Brachyp.	
Porosité, %	52,7	66	**
Contenu en air, % (été 71)	33,8	50,7	**
Mat. organique, %	4,94	4,8	
Azote total, ‰	1,62	1,86	*
Rapport C/N	13,5	12,6	*
pH (mai 70)	4,22	4,56	*
K^+ échangeable, mval p. 100 g	0,075	0,095	
Ca^{++} échangeable, mval p. 100 g	1,90	2,73	*
Mg^{++} échangeable, mval p. 100 g	0,30	0,32	

* Différence significative au seuil de 10 %.
** Différence significative au seuil de 5 %.

Porosité et contenu en air.

Ces valeurs ont été établies selon la méthode des densités apparentes de BURGER, par prélèvements de cylindres de 250 m^3 de l'humus en place et par pesées successives de la terre fraîche, puis saturée en eau par infiltration sous vide, et enfin séchée à 100°.

Les mesures ont été faites en été à raison de 5 cylindres par placette, en évitant les galeries de petits rongeurs, fréquentes dans les peuplements de brachypode. La porosité est très grande dans ces peuplements et très significativement plus élevée que dans l'humus nu. L'humidité volumique étant peu différente pour une journée donnée, il en résulte que le contenu en air est très sensiblement plus grand dans le mull sous brachypode.

Matière organique et azote total.

La fraction organique, mesurée par incinération, n'est pas quantitativement différente dans les deux stations bien que la station à brachypode reçoive en moyenne par an 90 g de matière sèche par m^2 en provenance des parties aériennes de la Graminée, plus une quantité indéterminée de racines mortes, ce qui dénote une vitesse de minéralisation plus rapide.

La teneur en azote total est par contre faiblement mais significativement plus grande dans l'humus sous brachypode que dans l'humus nu. Il en résulte que le rapport C/N est plus faible dans le premier. Cette observation confirme celles de ZÖTTL (1960) et de divers auteurs sur la dépendance entre la « capacité minéralisatrice » de l'azote et le rapport C/N.

Teneur en cations échangeables et pH.

Les cations échangeables ont été dosés après déplacement par percolation avec une solution d'acétate d'ammonium, par photométrie de flamme pour K^+, par complexométrie pour Ca^{++} et Mg^{++}. La différence n'est significative que pour Ca^{++}, en faveur du mull sous brachypode. Le pH, mesuré en mai, s'y est aussi montré significativement plus élevé, mais il reste toujours inférieur à 5.

Minéralisation du carbone.

Le dégagement de gaz carbonique a été mesuré par la méthode d'incubation en étuve décrite par Y. DOMMERGUES (1960). Cent grammes de terre fraîche en provenance de six couples de placettes, tamisés au tamis à mailles de 2 mm et amenés à la capacité de rétention en eau ont été mis en étuve à 28° C pendant 2 semaines dans des bocaux à conserves avec une solution de soude, dont on dose à la fin de chaque semaine le taux de carbonatation.

Les résultats, exprimés en mg de C minéralisé par g de matière organique, ont été les suivants :

	mull nu	mull avec brachypode
23-08-72	4,7 $\pm$ 0,26	6,17 $\pm$ 0,25
3-10-72	6,16 $\pm$ 0,54	6,74 $\pm$ 0,50
16-05-73	5,15 $\pm$ 0,44	7,05 $\pm$ 0,34

Il y a une différence significative au risque de 5 % en faveur du mull avec brachypode au printemps et en été, mais aucune en automne. Ce résultat permet de faire l'hypothèse d'une évolution saisonnière différente dans les deux stations de la quantité de matière organique facilement minéralisable.

Activité uréasique.

Les mesures de certaines activités enzymatiques dans les sols sont considérées comme de bons indicateurs de leur activité microbiologique globale. Tel est le cas de l'activité uréasique que nous avons retenue en outre pour sa valeur indicatrice de la capacité de minéralisation de l'azote.

Reconnue dès 1935 dans le sol par ROTINI, cette enzyme a fait l'objet de recherches méthodologiques sur son dosage. Nous avons utilisé la méthode de HOFMANN et SCHMIDT (1953) qui consiste à apporter au sol de l'urée après stabilisation au toluène et addition d'une solution tampon, puis à doser après incubation l'ammoniaque formé. Un essai préliminaire a été réalisé pour la recherche de la concentration optimale en substrat, par addition à 10 g de sol de 10 ml de solution d'urée aux concentrations suivantes : 2,5 %, 5 %, 10 %, 15 % et 20 %. Pour le mull nu comme pour le mull herbeux, un palier était atteint entre 10 et 20 %. Nous avons donc retenu la concentration de 10 %. En ce qui concerne la durée d'incubation à 28° C, nous avons retenu, également après essai préliminaire, un temps de 48 heures.

Les résultats, obtenus sur les six paires de placettes retenues, sont exprimés en mg de N ammoniacal produit par g de matière organique :

	mull nu	mull avec brachypode
23-08-72	7,0 ± 0,8	13,95 ± 1,4
3-10-72	10,9 ± 1,7	21,6 ± 3,1
16-05-73	43 ± 7,0	25,4 ± 3,8

On voit que la quantité d'ammoniaque formée à partir de l'urée est environ deux fois plus élevée dans le mull herbeux que dans le mull nu en août et en octobre. Une semblable observation sur le rôle favorable d'un peuplement herbacé avait déjà été faite en 1942 par J. P. CONRAD. Cependant, au début de la période d'activité végétative du brachypode, nous avons enregistré un résultat inverse.

Minéralisation de l'azote.

1) *Évolution saisonnière de la minéralisation in situ :* nous avons utilisé la méthode des boîtes enterrées décrite par nous en 1967. Ces boîtes, d'un volume de 250 ml, hautes de 6,5 cm, sont enfoncées dans le mull dégagé de sa couverture de litière qui est remise en place après l'opération. Seize boîtes, disposées en deux lignes de huit boîtes distantes de 50 cm, ont été ainsi mises en place dans deux périmètres contigus, l'un à humus nu, l'autre couvert d'un peuplement de *Brachypodium silvaticum*. Le contenu des boîtes est prélevé au bout de six semaines et les boîtes immédiatement remises en place selon des alignements parallèles aux précédents et distants de 20 à 30 cm de ceux-ci. En même temps, un nombre égal de prélèvements était fait entre les boîtes mises en place, pour le dosage de la teneur initiale en azote minéral.

Des dosages effectués séparément pour chaque boîte ont montré un coefficient de variation (écart-type en pour 100 de la moyenne) inférieur à 20 %, aussi bien pour l'azote ammoniacal et nitrique que pour l'azote minéral total. Ces dosages ont été faits par la méthode DEWARDA modifiée par DROUINEAU et GOUNY (1947).

La minéralisation nette, différence entre la quantité d'azote minéral dosé au début de chaque période de six semaines et à la fin de celle-ci, a été suivie pendant deux années consécutives. Les résultats sont représentés sur la figure 1 et les bilans annuels au tableau II.

TABLEAU II

Minéralisation nette annuelle de l'azote in situ, en pour 1 000 de l'azote total

	Mull nu			Mull sous brachypode		
	11-03-71 au 23-03-72	23-03-72 au 05-04-73	moy.	11-03-71 au 23-03-72	23-03-72 au 05-04-73	moy.
$N\text{-}NH_4$	13,5	9,8	11,65	15,6	13,0	14,3
$N\text{-}NO_3$	14,9	20,5	17,7	49,6	31,6	40,6
N minéral total	28,4	30,3	29,35	65,2	44,6	54,9
$\frac{N\text{-}NO_3}{N \text{ min. total}} \times 100$	52,4	67,6	60,0	76,1	70,8	73,5

La comparaison des 2 stations permet de dégager les observations suivantes :

1° la minéralisation nette par rapport à l'azote total est presque deux fois plus importante dans le peuplement de brachypode que dans l'humus nu, avec cependant une différence sensible entre les deux années ;

2° la proportion d'azote nitrique par rapport à l'azote minéral total est plus élevée dans le peuplement de brachypode, mais avec une différence importante la première année, très faible la seconde année ; en valeur absolue, la quantité d'azote nitrifié est très supérieure sous brachypode, avec une valeur moyenne de plus du double de celle de l'humus nu ;

3° l'évolution saisonnière de la minéralisation nette montre l'absence de parallélisme entre les 2 stations : le mull sous brachypode montre un maximum net en mai, suivi d'une baisse assez régulière jusqu'en décembre, alors que le mull nu montre un maximum d'automne la première année et une évolution irrégulière la seconde année; soulignons également le fait qu'une perte nette d'azote minéral en 6 semaines s'est produite chaque hiver dans le mull nu, mais non dans le mull sous brachypode ;

4° l'évolution saisonnière de la nitrification nette relative ($N\text{-}NO_3$ en % de N minéral total) a montré un maximum d'été la première année dans les deux stations, mais aucune évolution nette la seconde année ;

5° comme le montrent les remarques précédentes, l'évolution et l'intensité des activités minéralisatrices peuvent différer d'une année à l'autre ; le printemps frais et sec de l'année 1972 ainsi que la faible insolation du mois de mai (les deux tiers de la normale), peuvent être à l'origine de la faiblesse du démarrage d'activité en cette saison et du bilan total de l'année, concernant en particulier la nitrification, plus sensible que l'ammonification à ces facteurs.

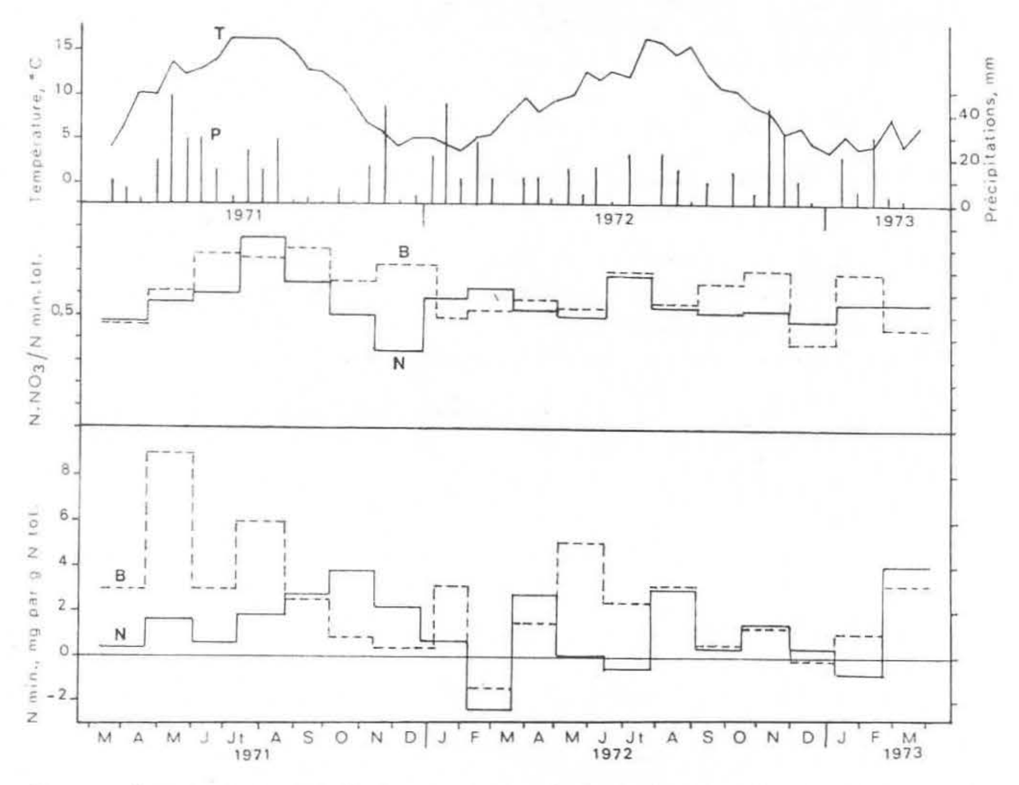


FIG. 1. — Évolution de la minéralisation nette *in situ* de l'azote dans le mull nu (N) et sous peuplement de *Brachypodium silvaticum* (B.).
T : température moyenne du mull sous futaie par périodes de 2 semaines.
P : précipitations atteignant le sol sous futaie par périodes de 2 semaines.

La minéralisation de l'azote plus active dans les surfaces à brachypode que dans les surfaces nues à l'Eu-Fagion confirme des observations antérieures, faites il est vrai au cours de 2 années différentes (G. LEMÉE, 1967, p. 316).

2) *Minéralisation de l'azote en étuve :* sur les 6 couples de placettes choisis pour les analyses physico-chimiques, nous avons également réalisé, à différentes époques de l'année, des prélèvements pour incubation en étuve à 28° C. Les échantillons homogénéisés étaient de 100 g de terre fraîche au voisinage de l'humidité de rétention matricielle ; les dosages étaient faits

après 6 semaines d'incubation. Cette méthode donne, selon DROUINEAU et LEFÈVRE (1949), une bonne indication de la teneur en azote facilement minéralisable. Elle a montré (Fig. 2) que celle-ci est la plus élevée en hiver, où elle est significativement supérieure au seuil de 10 % dans le mull sous brachypode. Elle est assez égale le reste de l'année.

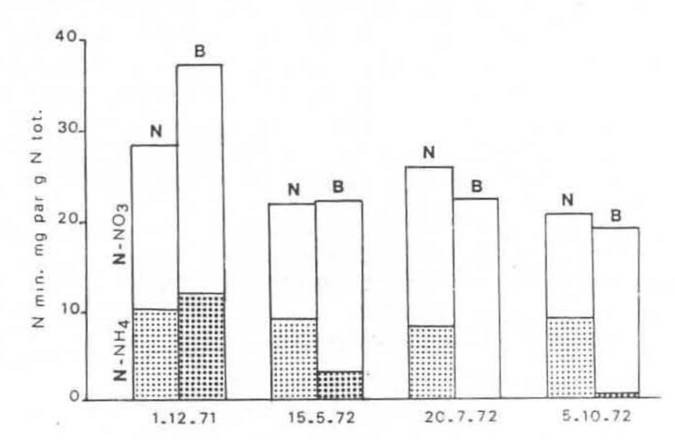


FIG. 2. — Production d'azote minéral après 6 semaines d'incubation en étuve du mull nu (N) et du mull sous peuplement de *Brachypodium silvaticum* (B) prélevés à quatre périodes différentes de l'année.

Quant à la nitrification nette, elle a été toujours significativement plus importante dans le mull sous brachypode où elle représentait en été et en automne la totalité de l'azote minéral.

Ainsi la minéralisation en conditions constantes d'incubation donne-t-elle une image différente de la minéralisaton *in situ* : la production totale d'azote minéral est analogue, mais la proportion d'azote nitrifié est bien supérieure pour le mull herbeux.

3) *Minéralisation de l'azote en culture expérimentale :* une expérience préliminaire a été mise en œuvre par Mme FARES-HAMAD en 1971. Elle a consisté à remplir des tubes en plastique de 25 cm de hauteur et 4 cm de diamètre avec le mull homogénéisé provenant d'une surface dépourvue de végétation herbacée, avec réalisation de deux porosités différentes, de 52 % (porosité naturelle) et 46 % ; des pousses de *Brachypodium silvaticum* étaient plantées dans une partie de ces tubes au début de mai, et le sol maintenu au voisinage de la capacité de rétention matricielle jusqu'à la fin de l'expérience, en juillet, où les pieds sur le mull à la porosité de 52 % parvenaient à l'épiaison et colonisaient par leurs racines toute la colonne de terre, alors que les pieds sur mull à porosité de 46 % étaient stériles et ne colonisaient que les 13 cm supérieurs du sol.

Les dosages d'azote minéral ont donné les résultats exposés au tableau III.

Ces valeurs sont inférieures, pour le sol avec brachypode, à l'azote réellement minéralisé, une partie de celui-ci ayant été absorbé par la plante et, selon GERRETSEN (1950), réassimilé par les bactéries dont le développement

est favorisé dans la rhizosphère ; cependant la teneur est la plus élevée dans le mull avec brachypode et à porosité la plus grande. Quant à la proportion d'azote nitrique, elle est nettement plus élevée, pour les deux porosités, dans le mull avec brachypode ; il est possible qu'une absorption préférentielle de l'azote sous une de ces formes donne une image faussée des rapports réels de nitrification, mais le fait que ces rapports soient, pour le mull en conditions de porosité naturelle, très proches de ceux qui ont été obtenus en étuve respectivement pour le sol nu et pour le sol avec brachypode, est en faveur de l'hypothèse d'une stimulation réelle de la nitrification dans la rhizosphère de cette Graminée.

TABLEAU III

Minéralisation de l'azote du mull en conditions expérimentales diverses (I. FARES-HAMAD, 1971)

	N minéralisé % de N total initial	$\frac{N\text{-}NO_3}{N \text{ minéralisé}} \times 100$
Mull initial	2,65	12
Mull à la fin de l'expérience :		
porosité 52 %, sans brachypode	5,4	58
porosité 52 %, avec brachypode	6,4	89
porosité 46 %, sans brachypode	3,05	15
porisité 46 %, avec brachypode	2,0	46

Le mull à faible porosité montre une minéralisation et une nitrification nettes sensiblement inférieures à celles du mull à plus grande porosité, ce qui montre le rôle limitant de l'aération dans cette marge de porosité.

DISCUSSION

L'étude comparative d'un certain nombre de propriétés d'un mull-moder acide selon qu'il est dépourvu de végétation herbacée ou colonisé par une Graminée sociale, le *Brachypodium silvaticum*, a mis en évidence des différences dont l'interdépendance est évidente, mais complexe quant à l'analyse des relations de cause à effet.

Les modifications introduites directement par la colonisation du brachypode sont de nature diverse :

1° *Apport d'un supplément de litière automnale par les parties aériennes*, qui augmente quantitativement l'importance de cette phase des cycles biogéochimiques (G. LEMÉE, 1971) ; cet apport par le brachypode est en moyenne le suivant, en g par m² :

N	P	K	Ca	Mg
1,07	0,046	0,63	0,21	0,04

Cet appoint est faible pour Ca et Mg, mais il double le retour de K par les litières par rapport au sol nu. Malgré cet appoint important de potassium, cet élément n'est pas significativement mieux représenté parmi les cations échangeables de l'humus sous brachypode en période d'activité végétale, ce qui est sans doute dû à sa réabsorption rapide par cette graminée « potassophore ». Le calcium, par contre, est plus abondant sous forme échangeable dans l'humus sous brachypode, bien que l'apport par les parties aériennes de cette plante soit faible ; il se peut qu'il provienne surtout des racines mortes. L'appoint d'azote est du tiers de l'apport par le hêtre ; le rapport C/N de la litière fraîchement tombée des feuilles du hêtre est de 43, alors que celui de la litière fraîche du brachypode est seulement de 25, ce qui peut contribuer à l'établissement du rapport C/N plus faible de l'humus sous ces peuplements.

2° *Apport de matière organique et d'éléments minéraux par les parties souterraines :* le *Brachypodium silvaticum* forme dans l'horizon humifère un réseau dense de fines racines dont la biomasse et la durée de vie n'ont pas été établies, mais qui constitue sans doute un apport non négligeable à la matière organique de cet horizon.

3° *Effet rhizosphérique* par émission de molécules organiques par les racines vivantes du brachypode : l'expérience de culture de cette Graminée sur un mull prélevé dans une surface nue montre l'existence d'une telle action sur la stimulation de l'ammonification et de la nitrification. On sait que l'ammonification nette est activée dans la rhizosphère de nombreuses plantes, même si une part importante est réassimilée par les microorganismes (LEGG et ALLISON, 1960). L'observation d'une plus grande activité uréasique du mull sous brachypode au milieu et à la fin de son cycle d'activité, comme au voisinage des racines de diverses autres plantes (CONRAD, 1942), va dans le même sens. Par contre, la stimulation de la nitrification est d'observation exceptionnelle dans la rhizosphère ; on sait que les sols de prairie ne renferment pratiquement pas de nitrates.

Cette activation de la nitrification dans le milieu acide pose le problème de la nature des germes responsables ; bien que les nitrificateurs hétérotrophes soient considérés comme peu actifs, l'hypothèse de leur intervention n'est pas à rejeter dans le cas présent d'un humus riche en Aspergillus, Penicillium et Actinomycètes.

On peut également se demander par quelles voies la grande porosité du mull dans les peuplements de brachypode est un effet rhizosphérique : les travaux de WEBLEY et al. (1965) sur des Graminées de prairie ont mis en évidence leur action favorisante sur les microorganismes produisant des gommes et mucilages, qui favoriseraient ainsi l'amélioration de la structure du sol. Dans le sable humifère qui constitue le mull-moder de la Tillaie, un rôle mécanique des racines semble à écarter. On peut penser par contre à des actions de la faune du sol qui serait plus abondante dans la rhizosphère que dans le sol nu.

L'importance de ces effets rhizosphériques est sans doute accentuée par la pauvreté du sol en éléments nutritifs, l'absence de colloïdes argileux et la faible quantité de colloïdes humiques.

Quels que soient les modes d'action, sans doute complexes, des peuplements de brachypode sur les caractères de l'humus forestier, cette action apparaît comme importante à plusieurs titres. Sur le plan quantitatif, le flux et le renouvellement des bioéléments majeurs sont intensifiés, de telle sorte que leur stock dans l'humus par unité de surface de terrain n'est pas sensiblement modifié. Sur le plan qualitatif, l'activité pédobiologique plus intense est un facteur de protection du sol contre les processus de podzolisation. Cette protection est d'autant plus importante dans la localité éudiée que les risques de podzolisation y sont manifestes en entraînant l'évolution de la biocœnose vers un groupement du *Quercion robori-petrææ* sur sol podzolique. Le maintien d'un équilibre entre le groupement de l'Eu-Fagion et le sol lessivé serait assuré dans le cas présent par la strate graminéenne.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie Mme BICHAUT, technicienne du C.N.R.S., Mme FARES-HAMAD, étudiante, et M. R. SCHAEFER, Maître de recherches au C.N.R.S., du concours précieux qu'ils ont apporté à ce travail.

RÉSUMÉ

Une étude comparée de l'humus sous des peuplements de *Brachypodium silvaticum* et sur des surfaces adjacentes sans strate herbacée, dans une hêtraie de la forêt de Fontainebleau, a porté sur les caractéristiques physico-chimiques et biologiques suivantes : porosité, matière organique, rapport C/N, bases échangeables, pH, minéralisation du carbone, activité uréasique, minéralisation de l'azote *in situ* et en étuve.

On a constaté une activité biologique plus grande sous la Graminée, en liaison avec une porosité plus élevée, un rapport C/N plus bas, un pH moins acide. Une culture en conditions contrôlées a conduit à retenir l'existence d'un effet rhizosphérique.

Dans la station étudiée, ce peuplement graminéen semble assurer le maintien de l'équilibre sol-biocœnose en entravant le processus de podzolisation auquel ce sol lessivé est exposé.

SUMMARY

A comparative investigation on the humus located under a stand of *Brachypodium silvaticum* and under adjacent surfaces without herbaceous stratum, in a beech grove of Fontainebleau Forest, was conducted on the following physical, chemical and biological characteristics : porosity, organic matter, C/N ratio, exchangeable bases, pH, mineralization of carbon, urease activity, mineralization of nitrogen *in situ* and in the incubator.

Related to a higher porosity, a lower C/N ratio, a less acid pH, a greater biological activity has been evident under the Graminea. A cultivation under controlled conditions has pointed to the existence of a rhizospheric effect.

The graminaceous stand seems to ensure maintaining the soil-biocenosis equilibrium, in the station which has been under study, by restraining the process of podzolization to which this « lessivé » soil is exposed.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDER (M)., MARSHALL (K. C.) and HIRSCH (P.), 1960. — Autotrophy and heteretrophy in nitrification. *VIIe Congr. internat. Sci. du Sol, Madison*, **2**: 581-591.

BOUCHON (J.), FAILLE (A.), LEMÉE (G.), ROBIN (A. M.) et SCHMITT (A.), 1973. — *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la Réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau.* Université de Paris-Sud, Orsay, 12 p., 3 cartes.

CONRAD (J. P.), 1942. — The occurence and origin of urease - like activities in the soil. *Soil Sci.*, **54**: 367-380.

DOMMERGUES (Y.), 1960. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *Agron. trop.*, **15**: 54-60.

DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. — *Écologie microbienne du sol.* Éd. Masson, Paris, 696 p.

DROUINEAU (G.) et GOUNY (P.), 1947. — Contribution à l'étude du dosage de l'azote nitrique par la méthode Dewarda. *Ann. agron.*, **17**: 155.

DROUINEAU (G.) et LEFEVRE (G.), 1949. — Première contribution à l'étude de l'azote minéralisable dans les sols. *Ann. agron.*, **19**: 518-536.

DURAND (G.), 1965. — Les enzymes dans le sol. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **2**: 141-205.

FARES-HAMAD (I.), 1971. — *Étude sur la minéralisation de l'azote comparée en sol nu et sous peuplement de Graminée dans une futaie de hêtres.* Rapp. de D.E.A., Université de Paris-Sud, Orsay, 26 p.

GERRETSEN (F. C.), 1950. — Microbiological transformation of nitrogen and its influence on nitrogen availability in the soil. *Trans. IVe Int. Congr. Soil Sci., Amsterdam*, **2**: 114-117.

HOFMANN (E.) und SCHMIDT (W.), 1953. — Ueber das Enzymsystem unserer Kulturböden. II. Urease. *Biochem. Z.*, **324**: 125-127.

LEGG (J. O.) and ALLISON (F. E.), 1960. — Role of rhizosphere microorganisms in the uptake of nitrogen by plants. *VIIe congr. internat. Sci. du Sol, Madison*, **2**: 545-550.

LEMÉE (G.), 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 113: 305-323.

LEMÉE (G.), 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans ces humus forestiers *in situ*. *Œcol. Plant.*, **2**: 285-324.

LEMÉE (G.) et BICHAUT (N.), 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *Œcol. Plant.*, **6**: 133-150.

WEBLEY (D. M.), DUFF (R. B.), BACON (J. S. D.) and FARMER (V. C.), 1965. — A study of polysaccharide producing organisms occuring in the root region of certain pasture grasses. *J. Soil. Sci.*, **16**: 149-157.

ZÖTTL (H.), 1960. — Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. II. Einfluss des Stickstoffgehaltes auf die Mineralstickstoff-Nachlieferung. *Pl. and Soil*, **13**: 183-206.